© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Schwarmintelligenz am Beispiel der Ameisenstraßen

Thomas SCHMICKL

Abstract: **Swarm Intelligence – Citing ant trails as example**. Colonies of social insects are able to perform intelligent behaviours in a collective manner: They forage for food coordinate, they collectively erect their nests and they raise their brood in a distributed and well-balanced manner. All these behaviours are called to be „swarm intelligent", as they are not simply resulting from the summation of individual intelligence. In contrast, these intelligent behaviours arise only in the group, as they result from the rules of interaction that are followed by colony members. These rules allow a network of nested feedback loops to arise among the colony members, which, in their ultimate result, lead to collective swarm intelligent behaviours. In this article I discuss these feedback systems and I classify them into several characteristic sets of feedbacks, which are, after abstracting from their physical embodiment, rather similar in ants, termites, wasps and honeybees. I take the collective foraging for food, as it is performed by mass-recruiting ants, as an example to describe these feedbacks in detail. Special emphasis is made on negative feedbacks, which allow homeostatic regulation of social insect colonies. Finally I discuss, the potential impact of technical swarm intelligent systems on our modern human society

Key words: Swarm intelligence, self-organisation, social insects, ants, honeybees, termites, feedback loops, stigmergy.

Leistungen sozialer Insekten

Soziale Insekten können beeindruckende Leistungen erbringen. Die Staaten dieser Tiere sind von Tausenden oder gar Millionen von Arbeiterinnen bevölkert, die imposante Aufgaben meistern können. Ameisen, Bienen, Wespen und Termiten werden seit langem für ihre herausragenden Fähigkeiten beim Nestbau, bei der Futtersuche und bei der Reproduktion bewundert: Schon Zenodorus von Sizilien (200 v. Chr.) war von der Regelmäßigkeit der Waben von Honigbienen fasziniert (nach BETTS 1921). Die Regelmäßigkeit der sechseckigen Wabenzellen von Bienen und Wespen wurde von vielen namhaften Philosophen und Naturalisten wie Aristoteles, Kepler und Darwin diskutiert und analysiert (siehe BETTS 1921, WEST-EBERHARD 1969).

Über viele Jahrhunderte wurden vor allem die Fähigkeiten der Einzelindividuen hervorgehoben. Jedes einzelne Tier eines Insektenstaates zeigt faszinierende Merkmale und Fähigkeiten: Eine Ameise kann Lasten, die ihr eigenes Körpergewicht mehrfach übersteigen, über weite Strecken zum Nest transportieren (ROCES & HÖLLDOBLER 1994) (Abb. 1a). Auch Bienen können eine Nektar- oder Pollenlast nach Hause fliegen, die annähernd ihr eigenes Körpergewicht erreicht (HUANG & SEELEY 2003, SEELEY 1994, VARJU & NUNEZ 1991, SKALICKI et al. 1988). Dabei navigieren sie auch bei bedecktem Himmel mittels eines „Sonnenkompasses" und kommunizieren die Lage der Futterstelle ihren Nestgenossinnen durch einen Tanz, der die Informationen über die Futterstelle in der Form eines mathematischen Vektors (Richtung und Entfernung) ausdrückt (FRISCH K.V. 1965, S: 56-65). Auch die Wüstenameise *Cataglyphis* benutzt einen Sonnenkompass und findet den Weg zurück zum Nest durch Pfadintegration, indem sie über die vielen Drehungen, die sie bei der Futtersuche vollführt, einen Mittelwert bildet (MÜLLER & WEHNER 1988). Während Ameisen ihre Lasten über weite Strecken – bei Grasschneiderameisen sind es mehrere hundert Meter – tragen können (siehe ROSCHARD & ROCES 2003), beträgt die Reichweite einer Bienensammlerin mehr als sechs Kilometer (siehe Abb. 5 in SEELEY 1994).

Auch bei der Brutproduktion beeindrucken soziale Insekten: Bienenköniginnen können am Tag tausende Eier legen (BODENHEIMER 1937), manche Ameisen- und Termitenköniginnen sogar bis zu 100.000 Eier am Tag, was einer Legeleistung von einem Ei in jeder Sekunde des Tages entspricht (RAIGNIER & VAN BOVEN 1955, KAIB et al. 2001) (Abb. 1b). Auch beim Erkennen und Merken von einer Vielzahl von Düften und Geschmäckern sind soziale Insekten zu beeindruckenden Leistungen fähig.

Über Jahrhunderte waren es vor allem diese Fähigkeiten einzelner Insektenindividuen, die von Forschern und Naturliebhabern studiert wurden. Auch die beeindruckenden langfristigen Gesamtleistungen der Kolo-

Denisia **25**,
zugleich Kataloge der
oberösterreichischen
Landesmuseen
Neue Serie **85** (2009):
141–155

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at



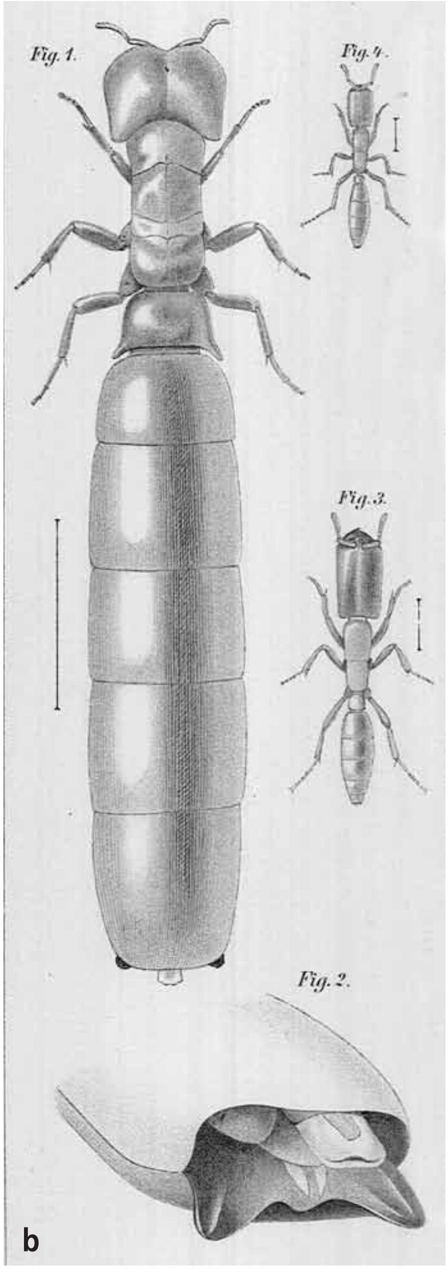


Abb. 1: Hervorstechende Einzelleistungen von Ameisen: (a) *Atta cephalotes* Arbeiterin trägt ein abgeschnittenes Blatt. Oft reiten darauf noch weitere Arbeiterinnen, um die in diesem Moment wehrlose Trägerin gegen die Attacken von parasitischen Buckelfliegen zu verteidigen, deren Larven sich in den Köpfen von Blattschneiderameisen entwickeln. Foto: Alexander Wild. (b) Die Königinnen der afrikanischen Treiberameisengattung *Dorylus* erreichen eine Größe von über 5 cm, und in ihrem Hinterleib befinden sich mehr als tausend Ovariolen. Während der schubweise auftretenden Eilegeperioden schwillt der Hinterleib zusätzlich noch an. Dadurch kann ein derart hohe Eilegeleistung erzielt werden (Figs. 1-4: Königin und Arbeiterinnen von *Dorylus conradti*. Aus Emery 1895).

nien (z.B. im Nestbau) wurden der Summe dieser überragenden Einzelfähigkeiten zugeschrieben. Dies änderte sich, als man die intensive Kommunikation und das Beziehungsgeflecht innerhalb der Insektenkolonien erkannte und führte zu einem gänzlich neuen Wissenschaftszweig, zur Erforschung der Schwarmintelligenz.

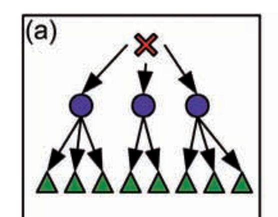
Leistungen, die nur eine Gemeinschaft erreichen kann

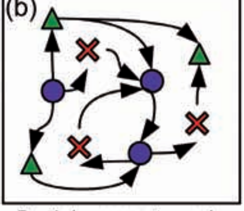
Im Laufe der letzten Jahrzehnte wurden immer mehr Indizien dafür gefunden, dass die beeindruckenden kollektiven Leistungen vieler Insektenstaaten zu einem großen Teil auch von „Gemeinschaftsfähigkeiten" abhängen, die sich nicht nur als Summe herausragender Einzelleistungen erklären lassen. So entdeckten Forscher bei quasi allen Arten sozialer Insekten, dass die Effizienz der gemeinsamen Futtersuche dadurch gesteigert wird, dass das Kollektiv nahezu optimale Entscheidungen trifft, wenn es darum geht wieviele Sammlerinnen eine bestimmte Futterquelle ausbeuten sollen. Das Volk reguliert als Kollektiv auch den Nestbau (Grassé 1959), den Wärmehaushalt der Kolonie (Stabentheiner 2005), die Auswahl neuer Nistplätze (Pratt et al. 2002, Britton et al. 2002, Seeley & Visscher 2004), die Rekrutierung der Arbeiterinnen zu bestimmten Aufgaben (siehe Beshers & Fewell 2001) und den Ressourceneintrag und -verbrauch (siehe Schmickl & Crailsheim 2004).

All diese Regelungen passen sich dynamisch und genau an die örtlichen Gegebenheiten, an die Jahreszeit, an die aktuellen Wetterbedingungen und an den derzeitigen Koloniebedarf an. Im Gegensatz zur weit verbreiteten Annahme sind es aber weder die Königin, noch eine dominierende Arbeiterinnenkaste, die diese Entscheidungen treffen. Im Gegenteil, es ist die Gesamtschar der Arbeiterinnen, das Kollektiv. Damit das Kollektiv entscheiden kann, bedarf es bestimmter Organisationsstrukturen innerhalb der Kolonie, bei der die einzelnen Koloniemitglieder nach bestimmten Regeln miteinander kommunizieren und sich gegenseitig beeinflussen. Die dadurch entstehenden Abhängigkeiten bilden Rückkopplungen, die – so haben Forschungen gezeigt – essentiell für die kollektiven Fähigkeiten der Kolonien sind. Positive Rückkopplungen sind wichtige Grundvoraussetzungen für kollektive Entscheidungen beim Futtersammeln oder bei der Nistplatzauswahl. Gute Futterquellen und gute Nistplätze führen zu besonders intensiven Rekrutierungsbemühungen von Kundschafterinnen (Scouts), die diese Ziele entdeckt haben. Dadurch werden mehr nachfolgende Arbeiterinnen zu diesen Zielen geleitet als zu schlechteren Futter- oder Nistplätzen. Diese Rekrutinnen beurteilen die Futterquelle oder den Nistplatz erneut und rekrutieren wiederum andere Arbeiterinnen besonders intensiv zu guten Zielen.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Solche positiven Rückkopplungen führen, wenn sie alleine wirken, ein System immer in einen extremen Endzustand. Sie wirken nach dem „Alles-oder-Nichts"-Prinzip: An der besten Futterstelle sind nach einiger Zeit alle Ameisen, an den anderen Futterstellen sammeln keine Ameisen mehr. Im Gegensatz dazu haben negative Rückkopplungen eine grundsätzlich andere Wirkung: Sie dienen in sogenannten Regelkreisen dem Aufrechterhalten einer inneren Balance (Homeostase) der Kolonien. Diese negativen Rückkopplungen sorgen dafür, dass nicht zuviele Eier gelegt werden und dass sich die Arbeiterinnen nicht gegenseitig an den Futterstellen blockieren, weil zuviele Arbeiterinnen dieselbe Futterquelle ausbeuten. Andere Rückkopplungen ermöglichen es das Stockklima (z.B. Wärme) auf einem bestimmten Niveau zu halten. Sowohl bei positiven als auch bei negativen Rückkopplungen ist es so, dass jede einzelne Arbeiterin zwar ihren Beitrag leistet um die Kolonie in einen nahe-optimalen Zustand zu versetzen, selbst aber keinerlei Informationen über die Gesamtsituation besitzt. Weder weiß sie in welchem Zustand die Kolonie zur Zeit ist, noch weiß irgendeine einzelne Arbeiterin etwas über den anzustrebenden optimalen Endzustand der Kolonie. Aber durch das Befolgen der Regeln und den sich daraus ergebenden Abhängigkeiten erreicht die Kolonie automatisch den für sie vorteilhaften Endzustand.





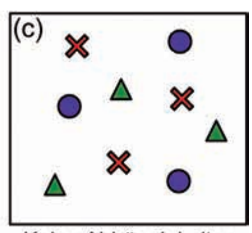


Abb. 2: Drei theoretisch mögliche Organisationsformen von Insektenkolonien. Die farbigen Symbole repräsentieren gleichartige Komponenten des Systems, z.B. Tiere aus gleichen Kasten (Königin, Wächterinnen, Sammlerinnen). Die Pfeile repräsentieren Abhängigkeiten zwischen diesen Komponenten, also z.B. wechselseitige Futterweitergabe, Informationsübertragung, Bereitstellung von Arbeitsmaterialien.

Organisationsstrukturen bei sozialen Insekten

Abb. 2 zeigt drei theoretisch mögliche Organisationsformen, die die innere Struktur einer Insektenkolonie beschreiben können. Bei einer hierarchischen Struktur (Abb. 2a) hängen alle Elemente (z.B. Arbeiterinnen-Kasten) von einem übergeordneten Element (z.B. Königin) ab. Dieser Umstand macht das System anfällig für Störungen, z.B. wenn hochrangige Elemente ausfallen oder „schlecht funktionieren", wie es im Krankheitsfall geschehen könnte. In solchen Organisationsformen sind Rückkopplungen meist nicht besonders bedeutsam und Informationen fließen hauptsächlich in eine Richtung. Das andere Extrem ist in Abb. 2c dargestellt: Ohne Abhängigkeiten zwischen den Elementen sind natürlich gemeinsame Fähigkeiten und Entscheidungen kaum zu erreichen. Zwischen diesen beiden Extremen liegt die stark vernetzte Organisationsform (Abb. 2b). Die vielen wechselseitigen Abhängigkeiten der Elemente begünstigen die kollektiven Leistungen besonders. Bei sozialen Insekten findet man meist eine Mischform zwischen den in Abb. 2a und 2b dargestellten Strukturen. Manche Aspekte sind stark hierarchisch organisiert, so unterdrückt eine Bienenkönigin zum Beispiel mit ihren Pheromonen das Eierlegen von Arbeiterinnen. Andere Aspekte gleichen einem „peer-to-peer"-Netzwerk annähernd gleichrangiger Komponenten. In sozialen Insektenkolonien wird Futtersaft meist über Mund-zu-Mund Kontakte (=Trophallaxis) weitergegeben (CAMAZINE et al. 1998, CRAILSHEIM 1998). Durch diese Fütterungen können Stockmitglieder Informationen über den Koloniezustand ablesen und ihr eigenes Verhalten dementsprechend anpassen.

Selbst-Organisation und Schwarmintelligenz

Derartige Systeme, bei denen sich durch verteilte Rückkopplungen ein Gleichgewicht oder eine Ordnung ohne zentrale übergeordnete Regelungsinstanz herausbildet, werden als „selbst-organisierende Systeme" bezeichnet. Schon früh erkannte man, dass charakteristische Phänomene bei sozialen Insekten, wie zum Beispiel die Massenrekrutierung von Ameisen (Abb. 3) zu einer Futterquelle, als selbst-organisierende Prozesse ablaufen (DENEUBOURG et al. 1987, 1989, 1990, BECKERS et al. 1990). Bis heute stellen die Untersuchungen der Selbst-Organisationsfähigkeiten einen wichtigen Aspekt in der Forschung an sozialen Insekten dar (CAMAZINE et al. 2001). In den letzten beiden Jahrzehnten wurde bei sozialen Insekten eine Unzahl von Gruppenleistungen als selbst-organisierend erkannt: Futtersuche, Nestbau, Verteidigung, Wärmeregulation, Nährstoffverteilung im Nest und kollektive Nistplatzentscheidungen sind nur einige Beispiele dafür.

Interessanterweise waren es keine Biologen, sondern die Techniker G. Beni und J. Wang (BENI & WANG 1989, 1993), die statt „Selbst-Organisation" erstmals einen anderen Begriff verwendeten, als sie eine Abhandlung über „zelluläre Robotiksysteme" schrieben: „Die Schwarmintelligenz". Dieser Begriff beschreibt ein System, also eine Gruppe von Akteuren, die einen Schwarm bilden, der in der Lage ist, als Gesamtheit „intelligentes Verhalten" zu zeigen, zu dem die einzelnen

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at



Abb. 3: Rekrutierung von Arbeiterinnen und Ausbildung von Straßen bei Ameisen. (a) Marschkolonne der in Kalifornien endemischen Treiberameise *Neivamyrmex californicus*. (b) Straße der körnersammelnden *Pheidole xerophila* in der Mojave-Wüste in Kalifornien. (c) Stark belaufene Straße von *Liometopum occidentale*. (d) Straße von Linepithema humile. Fotos: Alexander Wild.

Mitglieder der Gruppe alleine nicht in der Lage sind. Für den Begriff „Intelligenz" gibt es eine Vielzahl von Definitionen und Ansätzen, sodass es bis heute nicht gelingen würde, eine Gruppe von sieben WissenschafterInnen an einen Tisch zu bringen, die sich auf eine gemeinsame Definition einigen würden. Um derartige philosophische Probleme hier zu vermeiden, werde ich für diesen Artikel (v.a. in Zusammenhang mit dem Begriff „Schwarmintelligenz") meine persönliche, sehr simple Definition von Intelligenz verwenden:

„Intelligent kann nur Verhalten sein. Ohne Verhalten gibt es keine Intelligenz, da wir nur Verhalten beobachten und interpretieren können. Ein Akteur, der intelligentes Verhalten zeigen kann, wird von mir als intelligenter Akteur bezeichnet. Ein Verhalten ist dann intelligent, wenn dadurch ein Problem auf einem neuen, dem Akteur zuvor nicht bekannten Weg gelöst wird. Der Weg zur Lösung darf nicht vorgegeben oder vorprogrammiert sein und er darf auch nicht durch vorgegebene Signale in der Umwelt vorgezeichnet sein. Das Verhalten muss autonom vom Akteur selbst gesteuert sein, oder es sollte zumindest von ihm signifikant mitbestimmt werden. Je schwieriger die gelöste Aufgabe ist und umso schneller die Lösung gefunden wird, umso „intelligenter" ist das Verhalten des Akteurs."

Da es in diesem Artikel um die Intelligenz des Verhaltens eines ganzen Schwarmes geht, ist mit dem o.g. Akteur natürlich der gesamte Schwarm als Ganzes gemeint, nicht die einzelnen Schwarmmitglieder für sich. Ein wichtiger Punkt in meiner persönlichen Intelligenz-Definition ist die „kreative Komponente", also das selbständige Finden von zuvor unbekannten Lösungen.

Was ist also nun Schwarmintelligenz? Ein Schwarm ist eine vordergründig ungeordnete Gruppe von Akteuren (Fische, Vögel). Bei genauerer Betrachtung erkennt man aber, dass die Schwarmmitglieder durch sehr einfache Regeln gesteuert, also doch geordnet, werden (Reynolds 1987). Bei einem Fischschwarm handelt jeder einzelne Fisch in einer Art und Weise, die sich durch folgende 3 Regeln gut beschreiben lässt: (1) Bin ich zu weit weg von meinem nächsten Nachbarn, dann schwimme ich näher zu ihm hin. (2) Bin ich zu nah an meinem nächsten Nachbarn, dann schwimme ich weg

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

von ihm. (3) Bin ich in einer „angenehmen" Distanz zu meinem nächsten Nachbarn, dann schwimme ich in dieselbe Richtung wie dieser. Aus diesen drei einfachen Regeln, so zeigten Computersimulationen (REYNOLDS 1987), ergeben sich Schwärme, die sich wie ein gemeinsamer Organismus durch die Umgebung bewegen. Interessant ist dabei auch, dass sich das Verhalten des Gesamtschwarms aus den oben genannten drei einfachen Regeln ergibt, die Fortbewegung des Schwarms selbst aber quasi nicht vorhersagbar ist. Dieses Phänomen wird als „Emergenz" bezeichnet und beschreibt das spontane Auftreten von unerwarteten Effekten auf einer höheren Ebene (Schwarm-Ebene). Diese sind unvorhersagbar aus den Prozessen auf niedriger Ebene (Einzelfisch-Ebene).

Neben der Emergenz ist bei Schwarmphänomenen auch ein Skalierungseffekt beobachtbar: Während man das Gruppenverhalten von 2 oder 3 Fischen noch gut vorhersagen kann, ist eine Vorhersage bei 100 Fischen schon kaum mehr möglich, da die Zahl der indirekten Interaktionen (=Rückkopplungen mit Zeitverzögerung) zwischen den Fischen mit steigender Fischzahl quadratisch ansteigt. Wenn jeder Fisch nur minimal von den o.g. Regeln abweicht (z.B. durch Fehler in der Wahrnehmung), so summieren sich diese Abweichungen in kürzester Zeit so stark auf, dass das Verhalten des Schwarms quantitativ nicht mehr vorhersagbar wird. Aber der große Schwarm verhält sich qualitativ immer schwarmtypisch, da die Abweichungen der Einzelindividuen von o.g. Regeln eben nur gering ausgeprägt sind. Ein Schwarm aus 3 Fischen kann sich qualitativ anders verhalten als ein Schwarm von 100 Fischen, weil es meist auch eine kritische minimale Schwarmdichte gibt, nach dem Motto: „Drei Sandkörner ergeben noch keine Sanddüne".

Interessanterweise sind jedoch die meisten schwarmintelligenten Systeme in der Technik nicht von Fischen und Vögeln inspiriert sondern von Ameisen und anderen sozialen Insekten. Diese Tiere bilden, mit Ausnahme der Honigbienen bei der Kolonievermehrung, selten Schwärme im biologischen Sinn. Was von Technikern oft als Schwarm bezeichnet wird, beschreiben BiologInnen meist mit dem Begriff „Kolonie". Dieser Unterschied ist aber vernachlässigbar, da beide Systeme, Schwärme und Kolonien, selbst-organisierende dezentrale Systeme sind. Weder lenkt die Königin den Bienenschwarm, noch bestimmt sie im Stock, oder im Ameisenbau das Geschick und das kollektive Verhalten der Kolonie alleine.

Wie erkennt man nun, ob eine Gruppe von Tieren sich schwarmintelligent verhält oder ob die beobachtete Intelligenz aus der Intelligenz der einzelnen Individuen resultiert? Inzwischen gibt es genaue Definitionen zur Schwarmintelligenz. Durch Experimente kann man feststellen, ob die beobachteten Tiergruppen jeder Einzelnen dieser Definitionen entsprechen oder nicht. MILLONAS (1994), wie auch KENNEDY & EBERHART (2001) definieren die folgenden fünf Grundvoraussetzungen, die erfüllt sein müssen, damit eine Gruppe von Akteuren als „schwarmintelligent" bezeichnet werden kann:

- **Das Prinzip der Nachbarschaft**: Die Individuen des Schwarmes sollen ihre Aktionen und ihre Wahrnehmung nur in einem begrenzten lokalen Radius durchführen können, was bedeutet, dass sie mit ihrem Verhalten ausnahmslos die lokal vorhandenen Umweltreize „verrechnen".
- **Das Prinzip der Qualität**: Der Schwarm soll in der Lage sein auf Umweltreize angepasst zu reagieren.
- **Das Prinzip der verschiedenartigen Antwort**: Der Schwarm soll ein ausreichend vielseitiges Verhaltensrepertoire besitzen.
- **Das Prinzip der Stabilität**: Nicht jede (kleine) Änderung in den Umweltreizen soll zu einer Verhaltensänderung des Schwarmes führen.
- **Das Prinzip der Anpassungsfähigkeit**: Der Schwarm soll in der Lage sein, bei genügend großen Veränderungen der Umwelt sein Verhalten umzustellen, sofern dieses zu einer verbesserten Konfiguration führt.

Bei genauerer Betrachtung erkennt man, dass einige dieser Punkte (beispielsweise die letzten beiden) widersprüchlich scheinen. Hier geht es also für den Schwarm um eine Optimumsfindung, nicht zu adaptiv zu sein und auch nicht zu starr zu agieren. Einige andere Punkte hängen kausal voneinander ab. Ohne die Fähigkeit mehrere verschiedene Verhaltensweisen zu zeigen, kann die Forderung nach Flexibilität von einem Schwarmsystem kaum erfüllt werden. Ähnlich zu den o.g. fünf Kriterien ist die Definition von BONABEAU et al. (1999: S. 271), die folgende charakteristische Eigenschaften von schwarmintelligenten Systemen nennen: „Flexibilität, Robustheit, dezentrale Kontrolle und Selbstorganisation". Auch BENI & WANG (1989, 1993), die ursprünglichen Schöpfer des Begriffes, definierten die Schwarmintelligenz ihrer Robotergruppen wie folgt: „Systeme von nicht-intelligenten Robotern, die kollektiv intelligentes Verhalten zeigen. Dies zeigt sich dadurch, dass sie unvorhersagbar spezifische geordnete Muster in ihrer Umwelt erzeugen". Auch hier weist das Wort „unvorhersagbar" auf eine gewisse Spontanität, ähnlich der von mir für Intelligenzleistungen geforderten Kreativität, hin.

Ein besonderes, aber nicht immer vorkommendes Merkmal von Schwarmintelligenz ist das Phänomen der „Stigmergie", ein Kunstwort, geschaffen von GRASSÉ (1959), das sich aus den griechischen Worten „stigma" (Zeichen) und „ergon" (Arbeit) zusammensetzt. Stigmergie beschreibt die Möglichkeit, dass eine verrichtete

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at







Abb. 4: Termitenbauten sind eindrucksvolle Zeugen, wie durch Schwarmintelligenz sehr komplexe und an bestimmte Bedingungen angepasste Bauwerke entstehen können. (a) Die Bauten der Kathedraltermite *Nasutitermes triodiae* erreichen imposante Höhen. (b, c) Die Längsachsen von Nestern der Kompasstermite *Amitermes meridionalis* erstrecken sich strikt in Nord-Südrichtung. So werden bei kühlen Temperaturen und niedrigem Sonnenstand die Sonnenstrahlen auf die Breitseite optimal ausgenützt, während das Nest um die Mittagszeit kaum Angriffsfläche bietet. Fotos: Johann Ambach.

Arbeit durch ein Tier die Umwelt in einer spezifischen Weise verändert, so dass diese veränderte Umwelt nun einen neuen Auslösereiz (LORENZ 1978) darstellt. Dieser neue Reiz (=Zeichen) löst nun bei dem Akteur oder bei anderen Akteuren ein neues Verhalten (=Arbeit) aus. Dies verändert eventuell wieder den zuvor vorhandenen Umweltreiz. So entsteht eine charakteristische Kaskade von Reizen und davon hervorgerufenem Verhalten, die es erlaubt komplexe Arbeitsprozesse zu koordinieren. Man fand heraus, dass sich durch dieses Erklärungsmodell auch das kollektive Errichten von komplexen Bauwerken erklären lässt. Durch Stigmergie errichten zum Beispiel einige Termitenarten über Jahrzehnte hindurch Bauwerke, deren innerer Aufbau hoch komplex ist und die mehrere Meter Höhe erreichen (Abb. 4; vgl. BONABEAU et al. 1999, CAMAZINE et al. 2001). Auch kurzfristige und weniger komplexe Erscheinungen, wie das Entstehen von Ameisenstraßen, lassen sich mit dem Modell der Stigmergie gut erklären, wie im nächsten Abschnitt im Detail gezeigt wird.

In den meisten Studien zur Schwarmintelligenz wird die Fähigkeit zu kollektiven Entscheidungen im Tierreich untersucht. Dabei werden meist Probleme des Typs „Wo sammeln wir alle gemeinsam Futter?“ oder „Wo nisten wir am Besten?“ gelöst. Die dahinter liegenden Prozesse werden, wie bereits zuvor beschrieben, durch positive Rückkopplungen dominiert, die das Kollektiv zu einer bestimmten Entscheidung „zwingen“. Während das Hauptaugenmerk der Forschung lange Zeit auf den Massenrekrutierungs-Phänomenen bei der Futter- oder Nestplatzsuche lag, treten zunehmend andere Prozesse, bei denen es nicht nur um positive Rückkopplungen geht, in den Vordergrund (DETRAIN & DENEUBOURG 2006). So ist etwa die Fähigkeit zur kollekti-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ven Homeostase (= Regelung eines inneren Gleichgewichtszustandes) eine ebenso beeindruckende und schwierige Aufgabe für eine Insektenkolonie (SCHMICKL & CRAILSHEIM 2004). Bei solchen Systemen dominiert eine regulierend wirkende negative Rückkopplung über eine positive, das System in Unruhe bringende, Rückkopplung. Außerdem wurde erkannt, dass bei vielen schwarmintelligenten Systemen eine emergente Entstehung von Rhythmen und Wellen eine wichtige Rolle spielt. Diese entstehen oft durch eine verzögerte Wirkung zwischen einer positiven und einer negativen Rückkopplung. Zusammenfassend unterscheide ich daher bei jenen Aufgabenstellungen, die in der Natur mittels Schwarmintelligenz gelöst werden zwischen folgenden Klassen von Problemstellungen:

- **Auswahlaufgaben**: Positive Rückkopplungen dominieren das Verhalten des Gesamtsystems.
- **Balanceaufgaben**: Negative Rückkopplungen dominieren das Verhalten des Gesamtsystems.
- **Timingaufgaben**: Zeitverzögerungen dominieren das Verhalten des Gesamtsystems.

Beim letztgenanntem Punkt kommt es zu einer zeitlichen Koordination der Akteure, sodass dieser Punkt eventuell als Lösung eines Teilproblems gesehen werden kann und nicht unbedingt eine alleinstehende Aufgabenstellung darstellt. Oft ist die zeitliche Koordination der Individuen eine Strategie, um eine Auswahlaufgabe oder eine Balanceaufgabe besonders effizient zu lösen.

Auswahl-Entscheidungen von Ameisen

Das Phänomen der Ameisenstraßen ist das meistuntersuchte biologische System, das als schwarmintelligent angesehen wird. Man erkannte früh, dass viele Ameisenarten in der Lage sind, in kurzer Zeit eine große Anzahl von Sammlerinnen zu einer geeigneten Futterquelle zu rekrutieren (siehe DUMPERT 1994: S. 62). Rasch wurde klar, dass hier ein aktives System der Rekrutierung wirkt und dass die rekrutierten Sammlerinnen das Futterziel nicht einfach zufällig finden. Wie diese Massenausbeutung von Futterquellen funktioniert und welche Verhaltensinteraktionen und Signale verwendet werden, ist natürlich von Ameisenart zu Ameisenart stark unterschiedlich. Es wurde eine Vergleichsstudie bei 98 verschiedenen Ameisenarten (BECKERS et al. 1989) gemacht und gezeigt, dass die Phänomene der Massenrekrutierung vor allem bei jenen Ameisenarten auftreten, die große Kolonien bilden können. Jene Ameisenarten, die aus der Sicht der Schwarmintelligenz interessant sind, ähneln sich alle in ihren Verhaltensweisen bis zu einem gewissen Grad und für diese Ameisenarten will ich hier das „Prinzip Ameisenstraße“ zusammengefasst und stark vereinfacht erklären.

Das Problem der gemeinsamen Massenausbeutung von Futterquellen zerfällt in mehrere Teilprobleme, die von Ameisen in einer interessanten Weise gelöst werden:

- **Suche**: Die Ameisen müssen neue und unbekannte Futterquellen finden. Dies geschieht durch sogenannte „Scouts“, welche die Umgebung absuchen und keinen vorgegeben Ameisenstraßen folgen.
- **Navigation**: Wenn ein Scout Futter gefunden hat, sollte der Weg von der Futterquelle zum Nest gemerkt werden, um andere Ameisen dorthin rekrutieren zu können. Die Scout-Ameise muss auch einen möglichst kurzen Weg zum Nest zurück finden, dabei wird sie von ihrem Gedächtnis (Landmarken) und ihrem Sonnenkompass unterstützt.
- **Aktivierung**: Im Nest müssen andere Ameisen dazu motiviert werden, das Nest zu verlassen und sich auf die Suche zur Futterstelle zu begeben.
- **Orientierung**: Die aktivierten (rekrutierten) Ameisen müssen zu der Futterstelle gelotst werden und sollen bei der Rückkehr ihrerseits wieder neue Ameisen zu der Futterstelle rekrutieren können.

Diese Punkte beschreiben die Problemstellung für einzelne Ameisen. Aus der Sicht der Kolonie gibt es bei der Futtersuche aber andere Probleme zu lösen:

- **Exploration**: Es können neue Futterstellen auftreten, z.B. durch neue Tierkadaver oder durch Früchte die herunterfallen. Auch wenn schon Ameisenstraßen etabliert sind, sollten einige Scouts die restliche Umgebung weiterhin absuchen, schließlich könnte sich irgendwo eine neue Futterquelle aufgetan haben.
- **Ausbeutung**: Zu guten Futterquellen sollen möglichst viele Sammlerinnen rekrutiert werden und das Futter sollte auf dem schnellsten Wege ins Nest gebracht werden.
- **Futterquellen-Auswahl**: Bei mehreren Futterquellen sollen die günstigsten Futterquellen am stärksten ausgebeutet werden. Dies sind entweder besonders reichhaltige Futterquellen oder besonders nahe am Nest liegende Futterquellen.
- **Verkehrsmanagement**: Die Ameisen sollen optimal über die Ameisenstraßen verteilt sein. Wenn Ameisen auf Ameisenstraßen im Stau stünden, wären sie kaum effizient. Es bringt oft mehr Gewinn für die Kolonie, wenn diese Ameisen eine schlechtere Quelle ausbeuten und dafür effizient transportieren können.
- **Arbeitsteilung**: Es sollen jene Ameisen zum Sammeln rekrutiert werden, die durch ihren Körperbau am Besten dafür geeignet sind. In einer Ameisenkolonie gibt es, je nach Ameisenart, oft stark verschieden aussehende Ameisen. Es sollen auch nur jene Ameisen sammeln, die nicht im Stock für andere Tätigkeiten gebraucht werden.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

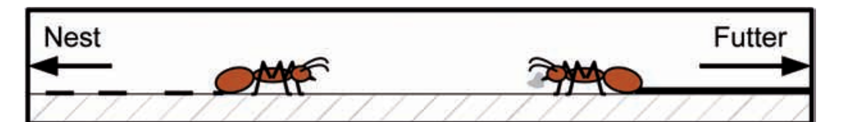


Abb. 5: Ameisen auf der Futtersuche markieren ihren Weg höchstens mittels einer schwachen, unterbrochenen Duftspur. Erfolgreich heimkehrende Sammlerinnen können den Weg zum Futter mit einer dicken, kräftigen Duftspur markieren.

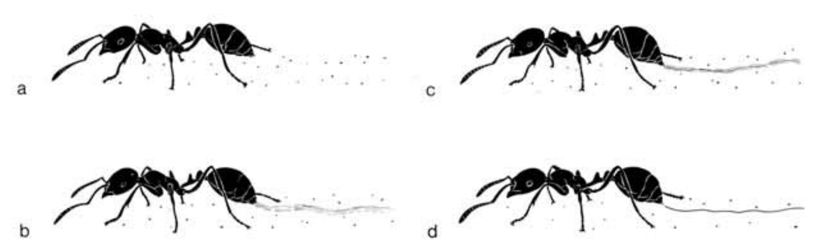


Abb. 6: Unterschiedliche Markierungen einer berußten Glasplatte bei Arbeiterinnen der Feuerameise *Solenopsis geminata*. Mit ansteigender Ergiebigkeit der Futterquelle steigt auch die Intensität der Duftmarkierungen: (a) Nur Markierungen mit den Beinen bei unergiebiger Futterquelle. (b) Spur mit Borsten der Hinterleibsenden. (c) Borsten- und Stachelspuren. (d) Sehr starke Stachelspuren bei besonders ergiebiger Futterquelle. Aus: DUMPERT 1994.

Aus den beiden oben stehenden Listen kann man ersehen, dass sich bei der Futtersuche für die Einzelindividuen ganz andere Probleme stellen als für die Gesamtkolonie. Im Laufe der Evolution sind aber bei Ameisen durch natürliche Auslese sehr „trickreiche“ und simple Kommunikationssysteme entstanden, die es erlauben, den Großteil dieser Probleme schwarmintelligent zu lösen. Dabei spielen vor allem Rückkopplungen eine große Rolle. Nicht alle Ameisenarten zeigen eine aktive Rekrutierung zu Futterstellen oder zu neuen Nistplätzen. Aber bei vielen wurden Verhaltensweisen entdeckt, die dazu führen, dass die Futter- oder Nistplatzsuche nicht nach dem reinen Zufallsprinzip durchgeführt wird. Bei manchen Arten kommt es nur zu einer Aktivierung von Nestgenossinnen, nach dem Motto: „Ich hab was gefunden, geh doch auch mal suchen!“ Eine solche „Verhaltens-Rückkopplung“ wirkt nur schwach, da die rekrutierten Arbeiterinnen nicht aktiv zum Ziel geleitet werden.

Etwas stärker ist die positive Rückkopplung bei jenen Arten ausgeprägt, die zusätzlich zur Aktivierung der Rekrutinnen auch die Wegfindung erleichtern, indem sie diese Nachfolgeameisen in einem „Tandem-Lauf“ zum Ziel führen oder sie sogar „Huckepack“ dorthin tragen (z.B. bei einigen *Lepthothorax* Arten, nach DUMPERT 1994). Die wirklich imposantesten Rekrutierungsphänomene zeigen aber jene Arten, bei denen Massen von Ameisen entlang von Ameisenstraßen zu einer Futterstelle geleitet werden. Dies geschieht in der Regel dadurch, dass heimkehrende Ameisen den Weg zwischen Futterstelle und Nest mit einer deutlichen Duftstoffspur markieren. Je nach Unterfamilie werden hierzu verschiedene Duftstoffe aus unterschiedlichen Organen verwendet. Die Formicinae markieren ihren Weg mit Stoffen aus dem Enddarm, diverse Arten aus der Gattung *Monomorium* mit Produkten der Giftdrüse des Giftstachels. Viele Arten von Knotenameisen (Myrmicinae) legen Duftspuren mit dem Giftstachel und mit der Dufour'schen Drüse (nach DUMPERT 1994). Auch über die Beine können bei manchen Ameisenarten Duftspuren hinterlassen werden.

Aber wie findet die erste heimkehrende Ameise selbst den Weg nach Hause? Bei manchen Ameisenarten finden die erfolgreichen Sammlerinnen entlang einer am Hinweg selbst gelegten (schwachen) Duftspur den Weg nach Hause, andere navigieren mithilfe des Sonnenkompasses und mithilfe von Landmarken. Wie in Abb. 5 gezeigt, verhalten sich Ameisen bei der Futtersuche verschieden, je nachdem ob sie bereits Futter gefunden haben oder nicht. Aber nicht nur heimkehrende und suchende Ameisen können sich in der Struktur der Duftspur unterscheiden. Sammlerinnen oder Scouts der Art *Linepithema humile* (Abb. 3d), die noch nichts gefunden haben, markieren ihren Weg zu unbekanntem Terrain indem sie ihr Hinterteil in periodischen Abständen an den Boden pressen und über eine Drüse einen Duftstoff („Pheromon“) am Boden hinterlassen. Von derartigen Arealen heimkehrende Ameisen, die einen erfolgreichen Weg zum Futter markieren können, machen eine deutlich häufigere und intensivere Markierung (ARON et al. 1989).

Besonders interessant ist die Frage, ob Ameisen bei ihrer Geruchskommunikation auch die Qualität der Futterquelle kommunizieren. Man fand futterqualitätsabhängige Markierungsintensitäten z.B. bei den Arbeiterinnen der Feuerameise *Solenopsis geminata* (siehe Abb. 6, nach DUMPERT 1994), aber bei den meisten untersuchten Arten konnte man derartige unterschiedliche Markierungen nicht nachweisen. Trotzdem gelingt es Ameisen im Kollektiv, zwischen gewissen Futterstellenqualitäten zu unterscheiden:

Viele Ameisenarten sind in der Lage, aus mehreren Futterquellen die nächstgelegene Futterquelle auszuwählen. Wie dies funktioniert, verdeutlichen die Versuchsreihen, die die Forschergruppe um Jean-Louis Deneubourg (GOSS et al. 1989) mithilfe einer „Doppelbrücke“ durchgeführt hat (siehe Abb. 7a, b und 8). Bei diesen Experimenten können Ameisen von ihrem Nest aus eine Futterquelle über eine sich gabelnde Brücke erreichen. Sie müssen an den Brückengabelungen jeweils eine Entscheidung treffen, ob sie den rechten oder den linken Weg über die Brücke wählen. Wenn die beiden Brückenhälften unterschiedlich lang sind, dann trifft die Ameisenkolonie innerhalb von wenigen Minuten eine effiziente Entscheidung: Fast alle Ameisen nehmen

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

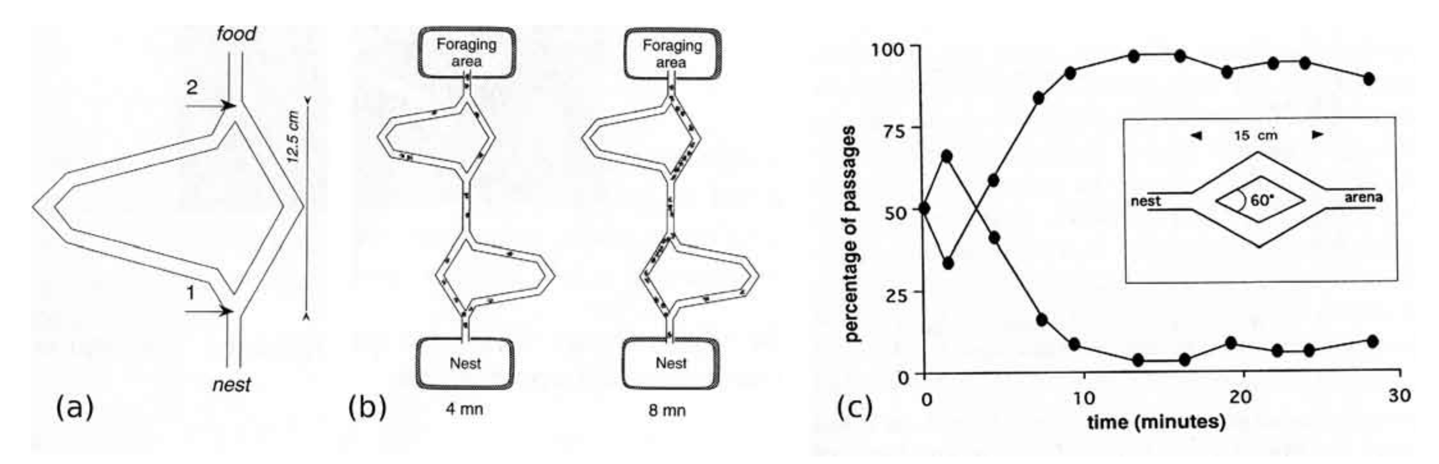


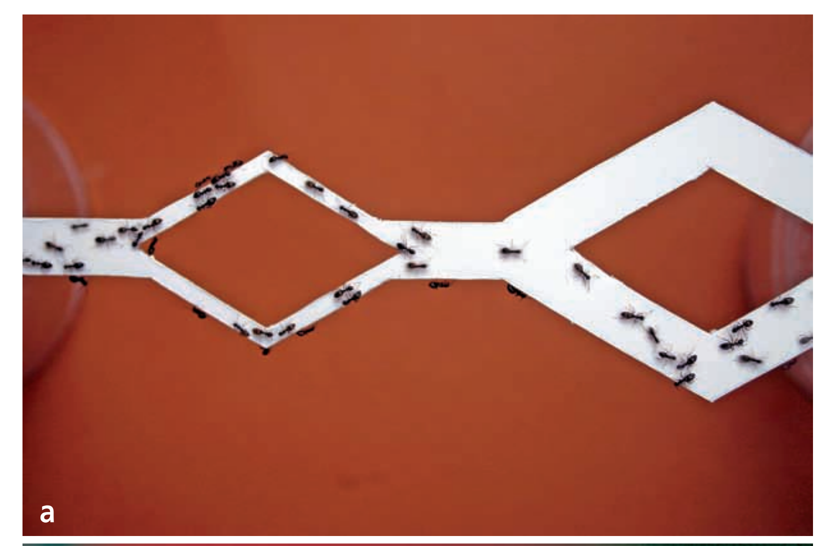
Abb. 7: Doppelbrückenexperiment zur Untersuchung der kollektiven Entscheidungen bei Ameisenstraßen. (a) Ein Brückenelement mit 2 verschieden langen Wegen zwischen Futterstelle und Nest. (b) Nach 4 Minuten sind die Ameisen noch auf allen Wegen unterwegs, nach 8 Minuten haben sie kollektiv die kürzeste von 4 möglichen Wegkombinationen gewählt. (c) Bei gleich langen Wegen entscheiden sich die Ameisen in den meisten Fällen für einen der beiden möglichen Wegen. Aus Bonabeau et al. 1999.

bei diesen Experimenten den kürzeren Weg, obwohl am Anfang der Experimente beide Wege ungefähr gleich häufig gewählt wurden.

Warum ist dies so? Am kürzeren Weg laufen die Ameisen öfter zwischen dem Nest und der Futterstelle hin und her, als sie dies in der gleichen Zeit am längeren Weg tun könnten. Daher wird auf dem kürzeren Brückenast mehr Duftstoff pro Zeiteinheit aufgetragen, die Duftspur wächst also auf diesem Brückenweg deutlich schneller. Da sich die Ameisen an der Weggabelung bevorzugt für jenen Weg entscheiden, der stärker markiert ist, treibt die hier wirkende positive Rückkopplung das Kollektiv schnell zu einer eindeutigen Entscheidung: Alle Ameisen nehmen den kürzesten Weg vom Nest zum Futter und umgekehrt.

Aber was passiert wenn beide Wege gleich lang sind? In diesem Falle wäre es für die Ameisenkolonie wahrscheinlich am günstigsten, beide Wege mit jeweils der Hälfte der Ameisen zu beschicken. Dadurch würde der Durchsatz der Ameisenstraßen maximiert werden. Die Experimente zeigten aber, dass auch bei gleich langen Wegen die Ameisen sich meist für einen der beiden Wege entscheiden (siehe Abb. 7c, 8b). Wie lässt sich dies interpretieren? Entweder ist diese Versuchsanordnung in der Natur nicht besonders relevant, da dort meist Unterschiede zwischen alternativen Routen bestehen, oder es ist für die Ameisen aus anderen Gründen wichtig die Arbeiterinnenschar – bis zu einem gewissen Staugrad – auf einer Ameisenstraße zusammenzufassen.

Die Tendenz, ein solches System in einen von zwei gleich guten Lösungszuständen zu treiben, wobei beide Lösungszustände mit gleicher Wahrscheinlichkeit angesteuert werden, wird „symmetry breaking" genannt. Sie ist typisch für schwarmintelligente Systeme und ver-



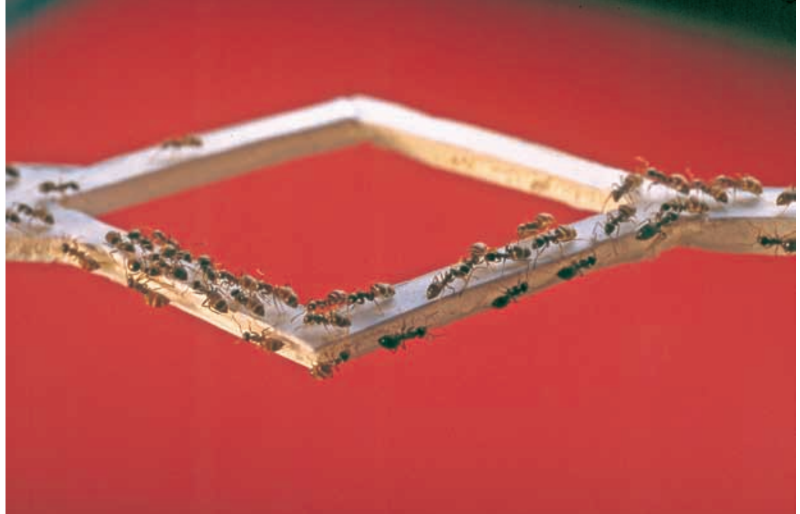


Abb. 8: Entscheidungen von *Lasius niger* bei Doppelbrückenexperimenten. (a) Versuchsanordnung mit zwei unterschiedlich breiten Verzweigungen hintereinander. (b) Diese Entscheidung ist eindeutig ausgefallen. Fotos: © CNRS Photo Library, (a) Gilles Vidal (b) Emmanuel Perrin.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

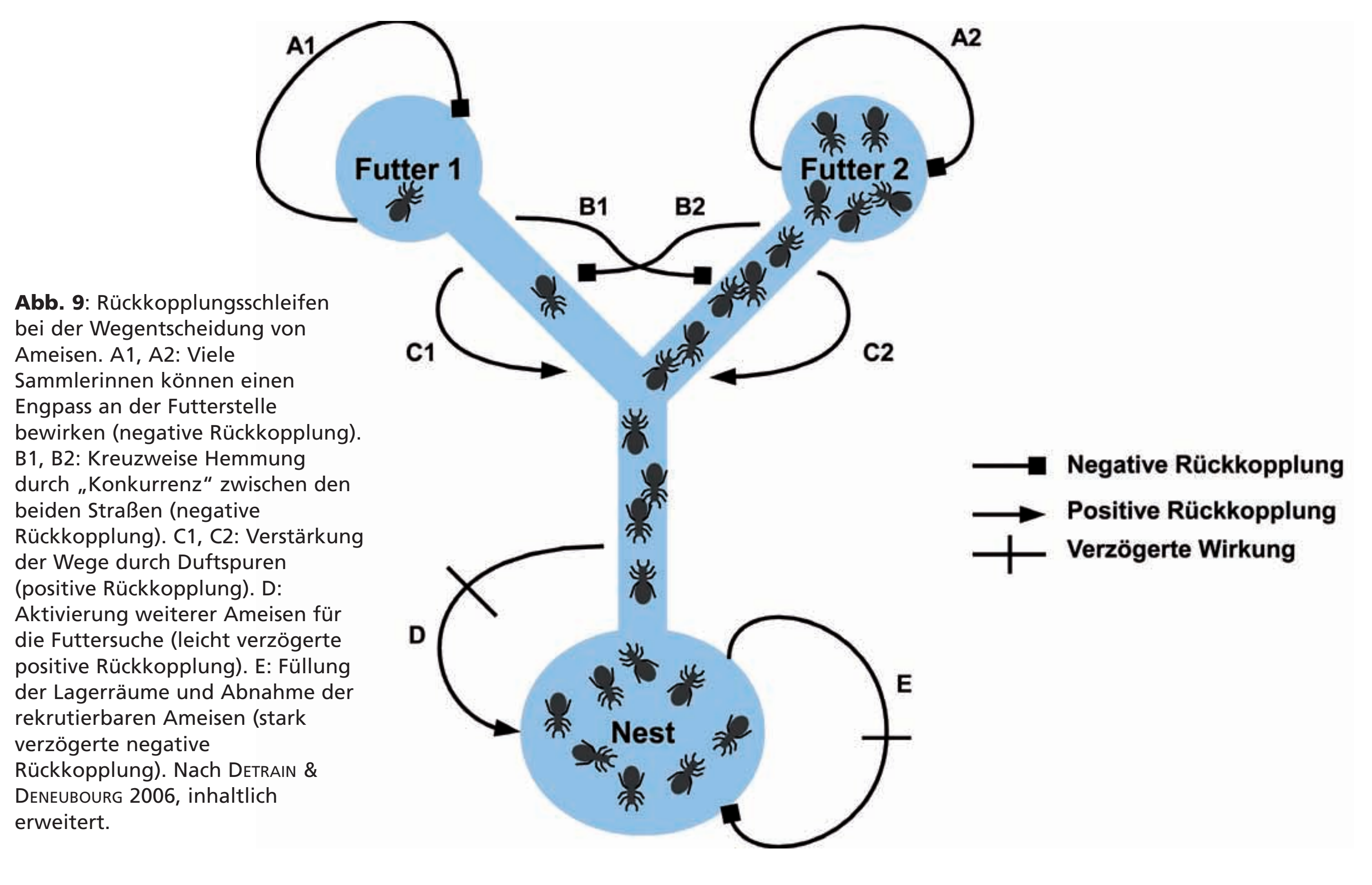


Abb. 9: Rückkopplungsschleifen bei der Wegentscheidung von Ameisen. A1, A2: Viele Sammlerinnen können einen Engpass an der Futterstelle bewirken (negative Rückkopplung). B1, B2: Kreuzweise Hemmung durch „Konkurrenz" zwischen den beiden Straßen (negative Rückkopplung). C1, C2: Verstärkung der Wege durch Duftspuren (positive Rückkopplung). D: Aktivierung weiterer Ameisen für die Futtersuche (leicht verzögerte positive Rückkopplung). E: Füllung der Lagerräume und Abnahme der rekrutierbaren Ameisen (stark verzögerte negative Rückkopplung). Nach DETRAIN & DENEUBOURG 2006, inhaltlich erweitert.

deutlicht die Dominanz von starken positiven Rückkopplungen, durch die der Endzustand des Systems aus den, anfangs quasi zufälligen, Grundschwankungen erzwungen wird. So wie eine Münze scheinbar zufällig auf eine ihrer beiden Seiten fällt, so wählen die Ameisen scheinbar zufällig einen der beiden gleich langen Wege. In Wirklichkeit ist aber weder der Münzwurf noch die Ameisenentscheidung wirklich zufällig. Aber es ist uns in der Praxis kaum möglich, den Endzustand des Systems vorherzusagen, weder aus der Wurfbewegung des Münzwerfers, noch aus dem uns zufällig erscheinenden Verhalten der ersten Sammlerinnen, die noch keinen Duftspuren folgen. Trotzdem können wir beide Systeme mit mathematischen Modellen behandeln und voraussagen, dass sie in einen der beiden (stabilen) Endzustände fallen werden.

Ach ja, es gibt noch eine Analogie zum Münzwurf: So wie die Münze sehr selten auch auf der Kante stehen bleiben kann (instabiler Zustand), so kommt es gelegentlich bei den Doppelbrücken-Experimenten vor, dass die Ameisenkolonie sich (noch) nicht für einen der beiden Brückenwege entscheidet. Es wurden viele mathematische Modelle und Analysen zu den Wegentscheidungen und zur Straßenbildung durch Ameisen gemacht. In Abb. 9 sind die wichtigsten positiven Rückkopplungen gezeigt, die bei diesen Analysen als wichtige Systemkomponenten identifiziert wurden.

Balance-Fähigkeiten von Ameisen

Würden wirklich alle Ameisen einer großen Kolonie sich für eine einzige Futterquelle entscheiden, dann wäre dies kaum besonders effizient. Das Millionenheer der Blatt- und Grasschneiderameisen beutet eine Reihe von Futterstellen parallel aus und auch unsere heimischen Ameisen können mehrere Futterquellen gleichzeitig ausbeuten. Dazu entwickeln sie entweder mehrere Ameisenstraßen oder es bildet sich durch selbst-organisierte Gabelungen der Ameisenstraßen ein Wegenetzwerk (Abb. 10). Damit nicht alle Ameisen von den zuvor beschriebenen Rückkopplungen zur selben Futterstelle gezwungen werden, müssen also auch negative Rückkopplungen existieren, welche die Wirkung der positiven Rückkopplungen aufheben können.

Die erste Frage, die sich hier aufdrängt, ist: Schließen sich Ameisen vielleicht einer Straße nicht an, wenn diese schon zu dicht frequentiert ist? Dazu haben ForscherInnen (DUSSUTOUR et al. 2006) eine Reihe von Experimenten durchgeführt, bei denen eine Wegstrecke der Doppelbrücke deutlich schmäler war als die andere. Waren beide Wegstrecken gleich lang, dann wählten die Ameisen kollektiv den breiteren Weg, der mehr „Durchsatz" an Ameisen erlaubte. Aber was geschah, wenn ein Weg kurz und schmal, der andere aber breit und lang war? Dann füllten die Ameisen den kurzen Weg zuerst soweit auf, bis die Kapazitäten dieses Trans-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

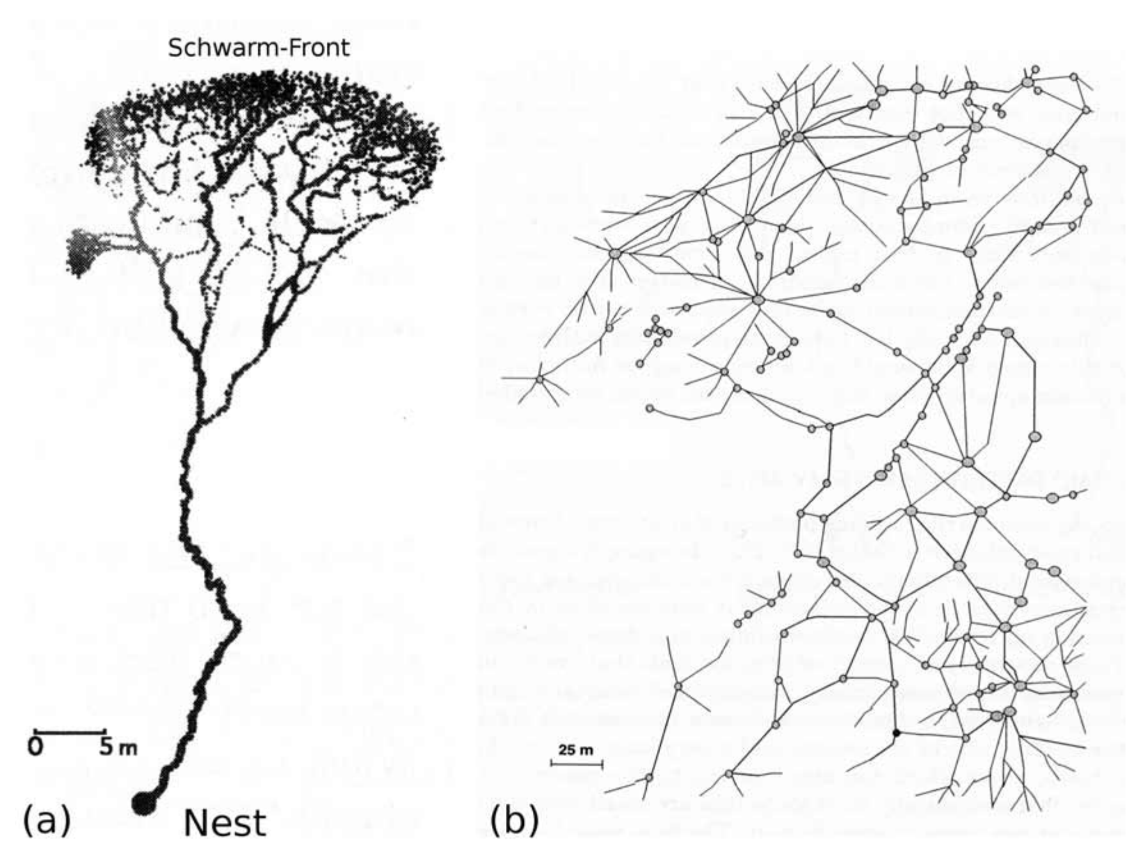


Abb. 10: Wegenetzwerke von Ameisen. (a) Wegenetzwerk gebildet von einer Kolonie der Treiberameise *Eciton burchelli*. Die Ameisen sammeln zu Tausenden an der Schwarmfront (oben) Beutetiere auf und transportieren sie mit hoher Tragegeschwindigkeit über das verästelte Wegenetz zurück ins Nest (unten). (b) Wegenetzwerk gebildet von einer Kolonie der Ameisenart *Formica lugubris*. Kreise markieren Nester, Linien markieren Ameisenstraßen. Viele Nester sind zu einer „Super-Kolonie" zusammengeschlossen. Aus BONABEAU et al. 1999.

portweges erschöpft waren und dann wurden die zusätzlich rekrutierten Ameisen auf den längeren Weg geschickt. Es war dem „Ameisenschwarm" also möglich, die vorhandenen Transportkapazitäten optimal und bedarfsgerecht einzuschätzen und den Futtertransport annähernd optimal zu organisieren. Und dies ohne eine zentrale Entscheidungsinstanz und ohne eine Sicht der Gesamtsituation zu besitzen. Ameisenstraßen „sättigen" sich aber noch durch andere negative Rückkopplungen: Je mehr Ameisen bereits zum Futtersammeln rekrutiert sind, umso schwieriger gelingt es heimkehrenden Sammlerinnen weitere Ameisen zu rekrutieren. Außerdem können Ameisen extrem starken Duftspuren schlechter folgen, eventuell aufgrund einer „Sättigung" der beteiligten Rezeptoren. Abb. 9 zeigt zusammenfassend eine Auswahl der Rückkopplungen, die an der Futterquellenauswahl von Ameisen und an der „Stauvermeidung" beteiligt sind.

Mathematische Modelle und Beobachtungen haben gezeigt, dass bei manchen Arten die Kollisionswahrscheinlichkeit von Ameisen auf den Transportwegen – und damit auch die Staugefahr – gesenkt wird, indem sich die Ameisenstraße von selbst in getrennte Richtungsfahrspuren organisiert: Innen gehen die beladenen Ameisen vom Futter zum Nest, auf zwei Außenspuren gehen die unbeladenen Ameisen in Richtung Futterstelle (COUZIN & FRANKS 2003).

Weitere schwarmintelligente Fähigkeiten von Ameisen

Nicht nur die Auswahl von Futterquellen und Nestplätzen kann bei Ameisen mit Schwarmintelligenz gelöst werden. Es wurde gezeigt, dass auch der Nestbau, der bei einigen Ameisenarten (z.B. Grasschneiderameisen) imposante Dimensionen annehmen kann, ein selbst-organisierter Prozess ohne zentrale Bauplanung ist (vgl. BONABEAU et al. 1999, CAMAZINE et al. 2001). Obwohl Generationen von Ameisen zu Millionen gleichzeitig an dem Bauwerk an verschiedenen Stellen bauen, ist das Gesamtbauwerk extrem effizient und ausgeklügelt gestaltet, sodass das Mikroklima (Temperatur, Feuchtigkeit, Sauerstoffzufuhr, CO_2-Abfuhr, ...) sich selbständig reguliert. Die teilweise gigantischen Klimaanlagen werden von der Stoffwechselwärme der Tiere, ihrer Pilzkulturen oder der Gärungswärme von Kompostkammern angetrieben. Ameisen betreiben teilweise Landwirtschaft (Pilzzucht), pflegen Tausende oder Millionen von Eiern, Puppen und Larven und verwalten die Ressourcen der Kolonie im Kollektiv. Sie zeigen Arbeitsteilung und Spezialisierung von Individuen auf bestimmte Arbeiten. Viele Studien haben gezeigt, dass die Arbeitsteilung (BONABEAU et al. 1996), der Wohnbau (FRANKS & DENEUBOURG 1997), die Lagerung und Sortierung von Futter, Brut und Abfällen (THERAULAZ et al. 2002) selbst-organisierte Prozesse sind, die durch das

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

räumliche Zusammenspiel von positiven und negativen Rückkopplungen ermöglicht werden (CAMAZINE et al. 2001, BONABEAU et al. 1999).

Schwarmintelligenz bei anderen Organismen

Die Schwarmintelligenz ist aber keineswegs auf Ameisen beschränkt, auch wenn dieser Artikel sich bisher vor allem auf Ameisen konzentriert hat. Honigbienen und Termiten können ebenfalls Arbeiterinnen zu Futterstellen rekrutieren. Dabei stellt die Fähigkeiten zur dezentralen Optimierung und die Energieökonomie bei der Futterquellenausbeutung durch Honigbienen jene von Ameisen deutlich in den Schatten (SEELEY et al. 1991, SCHMICKL & CRAILSHEIM 2004a,b, THENIUS et al. 2008). Zwar hinterlassen Honigbienen keine Duftspuren, dafür kommunizieren sie die Lage der Futterstellen durch einen „Bienentanz". Da nachfolgende Bienen diesem Tanz folgen und nach ihrer Heimkehr ebenfalls neue Bienen mittels Tanz zu dieser Futterstelle rekrutieren, bilden diese Tänze eine ähnlich wirkende positive Rückkopplung wie die Duftspuren bei Ameisen. Mathematische Modelle haben gezeigt, dass sich die beiden Systeme (Ameisen und Honigbienen) trotz grundlegender physikalischer Unterschiede im Kern ihrer Wirkungszusammenhänge sehr stark ähneln (SUMPTER & PRATT 2003).

Auch bei der Nistplatzsuche benutzen Honigbienen schwarmintelligente Entscheidungsprozesse (SEELEY & VISSCHER 2004). Im Inneren von Bienenstöcken wird das Klima durch die Bienen präzise reguliert, wobei sie selbst die benötigte Wärme produzieren. Während sie im Hochsommer mit Wasserverdunstung einer Überhitzung entgegenwirken, schaffen sie es im Winter selbst bei starken Minusgraden, den Kern der Kolonie auf ca. 30°C erwärmt zu halten (STABENTHEINER et al. 2003). Beide Prozesse sind selbst-organisiert und dezentral gesteuert. Wespen können zwar nicht aktiv andere Koloniemitglieder zu einer Futterstelle lotsen, dafür stellen manche Arten beim Nestbau ästhetisch alles in den Schatten was man sonst im Tierreich finden kann. Es gibt unzählige Nestformen, die aus dünnstem papierähnlichem Material gebaut werden. Die statischen Eigenschaften dieser filigranen Strukturen sind beeindruckend, da sie, oft nur an einem Punkt befestigt, das gesamte Gewicht der Kolonie tragen. Studien haben gezeigt, dass auch diese Bautätigkeit selbst-organisiert ist und hoch optimierte Neststrukturen mithilfe von Stigmergie entstehen (KARSAI 1999). Auch bei Honigbienen ist der Wabenbau ein dezentraler Vorgang, der von Hunderten oder Tausenden von Bienen gleichzeitig durchgeführt wird (PRATT 1998). Auch das Einlagern der Ressourcen wie Pollen, Honig und Brut, führt durch einen selbst-organisierten Prozess zu einer räumlich effizienten Lagerordnung: Diese ist einerseits präzise an das Innenklima angepasst, da die Brut im warmen Zentrum der Kolonie angesiedelt wird. Andererseits ist gleichzeitig auch für eine bedarfsgerechte Lagerung der Nahrungsressourcen gesorgt, da zum Beispiel der proteinreiche Pollen immer Nahe an der proteinabhängigen Brut gelagert wird (CAMAZINE 1991).

Aber nicht nur soziale Insekten zeigen faszinierende kollektive Fähigkeiten die durch Schwarmintelligenz und Selbstorganisation zustande kommen: Auch Bakterienkolonien zeigen beeindruckende Formenvielfalt und Musterbildungen bei der Aggregation. Dabei bilden sich Formen, die ebenso an „Straßen" erinnern wie sie bei Ameisen zu sehen sind. Mikroskopisch kleine Schleimpilzamöben (*Dictyostelium discoideum, dictyostelium mucoroides*) vereinigen sich zu Schwärmen, bilden verzweigte „Straßensysteme" und schließen sich sogar scheinbar zu einem höheren, schneckenähnlich geformten Pseudo-Organismus zusammen. Durch Selbstorganisation unterwerfen sich alle Individuen (Amöben) einem koordinierten Bewegungsmuster, durch das der Gesamtorganismus sich als Einheit fortbewegen und sich nach externen Reizen (Licht, chemische Gradienten) orientieren kann (DORMANN et al. 1997, SIEGERT & WEIJER 1992). Diese Koordination der Einzelamöben funktioniert ebenfalls durch zeitverzögert wirkende positive und negative Rückkopplungen, die es ermöglichen, dass chemische Erregungswellen wie ein rotierendes Schraubengewinde durch den „Organismus" pulsen. Diese Wellen lassen die Einzelamöben sich in einer Art bewegen die den ganzen „Organismus" voran treibt. Eine andere Schleimpilzart (*Physarum polycephalum*) ist sogar in der Lage, in einem Labyrinth den kürzesten Weg zwischen zwei Punkten zu finden und zwischen mehreren Futterdepots ein Adernetzwerk aufzubauen, bei dem die Transportwege minimiert werden.

Wie kann der Mensch die Schwarmintelligenz nutzen?

Für uns Menschen ist die Schwarmintelligenz aus zwei Gründen besonders interessant: Einerseits sind aus der Beobachtung der Natur bereits eine Reihe von technischen Anwendungen entstanden, durch die unsere Lebens- und Arbeitsprozesse vereinfacht werden. Vor allem die sogenannten „Ameisenalgorithmen" (ACO, „ant colony optimization algorithms") haben sich in der Praxis bereits sehr bewährt. Dabei laufen virtuelle Ameisen in einer Computersimulation durch ein virtuelles Wegenetzwerk und bilden Ameisenstraßen indem sie virtuelle Duftstoffe hinterlassen. So finden sie, ähnlich wie echte Ameisen, schnell den kürzesten Wegen zwischen zwei oder mehreren Punkten. Diese Algorith-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

men werden zum Beispiel verwendet, um die Transportlogistik zu optimieren, um Arbeits- und Zeitpläne zu verbessern oder um Kommunikationsnetzwerke zu steuern (DORIGO & STÜTZLE 2004). Aber nicht nur virtuelle Ameisen verbinden Technik und Schwarmintelligenz. Auf dem Gebiet der Schwarm-Robotik werden Massen von kleinen, einfachen und autonomen Robotern verwendet, um im Kollektiv jene Aufgaben zu übernehmen, die sonst ein einzelner großer Roboter erledigen würde (BENI 2005, ŞAHIN 2005).

Dabei geht es nicht um eine Steigerung der Geschwindigkeit oder der Effizienz, sondern um eine Steigerung der Flexibilität und der Ausfallsicherheit: Fällt ein großer Roboter aus, weil eine seiner Komponenten einen Defekt hat, dann kann sein Ziel meist nicht mehr erreicht werden. Bei einem Schwarm von Robotern sieht dies ganz anders aus: Auch wenn die Hälfte der Schwarmmitglieder ausfällt, so erreicht der Schwarm meist trotzdem noch sein Ziel. Und taucht plötzlich ein zweites Ziel unerwartet auf, dann kann der Schwarm sich unter Umständen aufteilen, während der große Roboter sich zwischen beiden Zielen entscheiden müsste und im schlimmsten Fall unter Umständen keines der beiden Ziele wirklich erreicht. Bei Schwarm-Systemen sind derartige Totalausfälle viel weniger wahrscheinlich. Im Augenblick ist die Erforschung solcher Robotersysteme ein Forschungsschwerpunkt, z.B. in den europäischen Forschungsprojekten SYMBRION, REPLICATOR (KERNBACH et al. 2008 a,b), I-SWARM (SEYFRIED et al. 2005) und SWARMBOTS (TRIANNI et al. 2004). Gerade das Studium von Ameisen, Bienen, Wespen und Termiten kann hier eine großartige Inspirationsquelle darstellen, aus der sich Wissenschaft und Technik bedienen können.

Zum anderen sind wir Menschen ebenfalls soziale Wesen, die in einer stark vernetzten Umwelt existieren. Bei der Steuerung von Menschenmassen (z.B. in Fußballstadien, U-Bahnen, Einkaufszentren), aber auch bei bei der Steuerung von Transportsystemen und Kommunikationsnetzwerken kann das Studium der Schwarmintelligenz von sozialen Insekten einfache, flexible und robuste Lösungen zeigen, die sich auch für uns Menschen in angepasster Form verwenden lassen. Ein Rezept dafür könnte wie folgt lauten: Zuerst muss die Forschung interessante Anpassungen, Problemlösungen und „Tricks" im Tierreich entdecken und beschreiben. Mithilfe von mathematischen Modellen und Computersimulationen können jene Rückkopplungen heraus gefiltert werden, die für das schwarmintelligente Verhalten hauptverantwortlich sind. Diese Rückkopplungs-Netzwerke müssen dann in einer Weise in die menschliche Technik übersetzt werden, sodass sie auch dort ihre schwarmintelligente Wirkung entfalten können.

Gerade dieses „Übersetzen" von Lösungen aus der Biologie in technische Anwendungen stellt zur Zeit eine große Herausforderung dar: Es erfordert nicht nur akribische wissenschaftliche Messungen und nicht nur konsequentes reduktionistisches Zerlegen des untersuchten Systems. Wie jede intelligente Leistung erfordert es auch einen kreativen Akt. Wir wissen schon sehr viel über schwarmintelligente Systeme in der Natur und wir Menschen sind ingenieurstechnisch sehr weit fortgeschritten. Nun ist die Zeit reif für kreative Ideen, um die bekannten Schwarm-Mechanismen in technische Anwendungen zu gießen, die uns Menschen hilfreich zur Seite stehen können.

Zusammenfassung

Kolonien sozialer Insekten zeigen eine Art von kollektiver Intelligenz, die mit dem Begriff „Schwarmintelligenz" beschrieben wird. Diese Form der Intelligenz ist deswegen beeindruckend, da die geleisteten Entscheidungen und Verhalten nicht von einzelnen „Entscheidungsträgern" bestimmt werden und auch nicht nach vorgefertigten Plänen (Programmen) ablaufen. Vielmehr sind sie Folge eines Netzwerkes aus Rückkopplungen, die durch meist einfache Verhaltensregeln der Einzelindividuen entstehen. In diesem Artikel werden diese Mechanismen am Beispiel der kollektiven Entscheidungen von Ameisen erklärt, die grundlegenden Rückkopplungssysteme beschrieben und erläutert weshalb aus diesen Systemen die beobachtete Flexibilität und Robustheit des Schwarmverhaltens entstehen kann. Durch Vergleiche mit anderen Tierarten wird die Universalität der dahinter liegenden Rückkopplungs-Netzwerke gezeigt. Abschließend werden Anwendungsgebiete dieser Forschung in der Technik und ihre möglichen Auswirkungen auf uns Menschen diskutiert.

Literatur

ARON S., PASTEELS J.M. & J.-L. DENEUBOURG (1989): Trail-laying behaviour during exploratory recruitment in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (MAYR). — Biology of Behaviour **14**: 207-217.

BECKERS R., GOSS S., DENEUBOURG J.-L. & J.M. PASTEELS (1989): Colony Size, Communication and Ant Foraging Strategy. — Psyche **96**(3-4): 239-256.

BECKERS R., DENEUBOURG J.-L., GOSS S. & J.M. PASTEELS (1990): Collective decision making through food recruitment. — Insects Sociaux **37**(3): 258-267.

BENI G. (2005): From swarm intelligence to swarm robotics. — In: ŞAHIN E. & W.M. SPEARS (Eds.): Swarm Robotics. SAB 2004 International Workshop. Santa Monica, CA, USA, July 17, 2004. Lecture Notes in Computer Science **3342**. Springer Verlag: 1-9.

BENI G. & J. WANG (1993): Swarm intelligence in cellular robotic systems. — In: DARIO P., SANDINI G. & P. AEBISCHER (Eds.): Ro-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

bots and Biological Systems: Towards a New Bionics, Springer Verlag, New York: 701-712.

BESHERS S.N. & J.H. FEWELL (2001): Models of division of labor in social insects. — Annual Review of Entomology **46**: 413-440.

BETTS A.D. (1921): The structure of comb I. — Bee World **3:** 37.

BODENHEIMER F.S. (1937): Studies in animal populations II. Seasonal population-trends in the honey-bee. — The Quarterly Review of Biology **12**: 406-425.

BONABEAU E., THERAULAZ G. & J.-L. DENEUBOURG (1996): Quantitative Study of the Fixed Threshold Model for the Regulation of Division of Labour in Insect Societies. — Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences **263** (1376): 1565-1569.

BONABEAU E., DORIGO M. & G. THERAULAZ (1999): Swarm Intelligence: From Natural to Artificial Systems — New York, NY: Oxford University Press, Santa Fe Institute Studies in the Sciences of Complexity: 1-307.

BRITTON N.F., FRANKS N.R., PRATT S.C. & T.D. SEELEY (2002): Deciding on a new home: how do honeybees agree? — Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences **269**: 1383-1388.

CAMAZINE S. (1991): Self-organizing pattern formation on the combs of honey bee colonies. — Behavioral Ecology and Sociobiology **28**: 61-76.

CAMAZINE S., CRAILSHEIM K., HRASSNIGG N., ROBINSON G.E., LEONHARD B. & H. KROPIUNIGG (1998): Protein trophallaxis and the regulation of pollen foraging by honey bees (*Apis mellifera* L.). — Apidologie **29**: 113-126.

CAMAZINE S., DENEUBOURG J.-L., FRANKS N.R., SNEYD J., THERAULAZ G. & E. BONABEAU (2001): Self-organization in Biological Systems. — Princeton University Press: 1-538.

COUZIN I.D. & N.R. FRANKS (2003): Self-organized lane formation and optimized traffic flow in army ants. — Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences **270**(1511): 139-146.

CRAILSHEIM K. (1998): Trophallactic interactions in the adult honeybee (*Apis mellifera* L.). — Apidologie **29**: 97-112.

DENEUBOURG J.-L., ARON S., GOSS S. & J.M. PASTEELS (1990): The self-organizing exploratory pattern of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*. — Journal of Insect Behavior **3**(2): 159-168.

DENEUBOURG J.-L., GOSS S., FRANKS N. & J.M. PASTEELS (1989):The blind leading the blind: modelling chemically mediated army ant raid patterns. — Journal of Insect Behavior **2**: 719-725.

DENEUBOURG J.-L., GOSS S., PASTEELS J.M., FRESNEAU D. & J.-P. LACHAUD (1987): Self-organization mechanisms in ant societies (II): Learning in foraging and division of labor. — In: PASTEELS J.M. & J.-L. DENEUBOURG (Eds.): From individual to collective behavior in social insects. Birkhäuser Verlag, Basel: 177-196.

DETRAIN C. & J.-L. DENEUBOURG (2006): Self-organized structures in a superorganism: do ants "behave" like molecules? — Physics of Life Reviews **3**(3): 162-187.

DORIGO M. & T. STÜTZLE (2004): Ant colony optimization. — MIT Press, Cambridge, MS., London, UK: 1-305.

DORMANN D., WEIJER C. & F. SIEGERT (1997): Twisted scroll waves organize *Dictyostelium mucoroide*s slugs. — Journal of Cell Science **110**: 1831-1837.

DUMPERT K. (1994): Das Sozialleben der Ameisen. — Verlag Paul Parey, Berlin, Hamburg: 1-257.

DUSSUTOUR A., NICOLIS S.C., DENEUBOURG J.-L. & V. FOURCASSIÉ (2006): Collective decisions in ants when foraging under crowded conditions. — Behavioral Ecology and Sociobiology **61**(1): 17-30.

EMERY C. (1895): Die Gattung *Dorylus* FAB. und die systematische Eintheilung der Formiciden. — Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik Ökologie und Geographie der Tiere **8**: 685-778

FRANKS N.R. & J.-L. DENEUBOURG (1997): Self-organizing nest construction in ants: individual worker behaviour and the nest's dynamics. — Animal Behaviour **54**: 779-796.

FRISCH K.v. (1965): Tanzsprache und Orientierung der Bienen. — Springer Verlag, Heidelberg: 1-578.

GOSS S., ARON S., DENEUBOURG J.-L. & J.M. PASTEELS (1989): Self-organized shortcuts in the argentine ant. — Naturwissenschaften **76**: 579-581.

GRASSÉ P.P. (1959): La reconstruction du nid et les coordinations inter-individuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. La theorie de la stigmergie: Essai d'interpretation des termites constructeurs. — Insectes Sociaux **6**: 41-83.

HUANG M.H. & T.D. SEELEY (2003): Multiple unloadings by nectar foragers in honey bees: a matter of information improvement or crop fullness? — Insectes Sociaux **50**: 330-339.

KAIB M., HACKER M. & R. BRANDL (2001): Egg-laying in monogynous and polygynous colonies of the termite *Macrotermes michaelseni* (Isoptera, Macrotermitidae). — Insectes Sociaux **38**: 231-237.

KARSAI I. (1999): Decentralized Control of Construction Behavior in Paper Wasps: An Overview of the Stigmergy Approach. — Artificial Life **5**: 117-136.

KENNEDY J. & R.C. EBERHART (2001): Swarm Intelligence. — Morgan Kaufmann Publishers, San Francisco: 1-512.

KERNBACH S., MEISTER E., SCHLACHTER F., JEBENS K., SZYMANSKI M., LIEDKE J., LANERI D., WINKLER L., SCHMICKL T., THENIUS R., CORRADI P. & L. RICOTTI (2008a): Symbiotic Robot Organisms: REPLICATOR and SYMBRION Projects. — In: PerMIS 08, August 19-21, 2008, Gaithersburg, MD, USA.

KERNBACH S., RICOTTI L., LIEDKE J., CORRADI P. & M. ROTHERMEL (2008b): Study of macroscopic morphological features of symbiotic robotic organisms. — In: Proceedings of the IROS'08 workshop "on self-reconfigurable robots", Nica, 2008.

LORENZ K. (1978): Vergleichende Verhaltensforschung. — Springer-Verlag, Wien, New-York: 1-307.

MILLONAS M. (1994): Swarms, phase transitions, and collective intelligence. — In: LANGTON C.G. (Ed.): Artificial Life III. SFI Studies in the Sciences of Complexity. Proceedings Volume XVII. Addison-Wesley, Reading, MA.: 417-447.

MÜLLER M. & R. WEHNER (1988): Path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*. — Proceedings of the National Academy of Sciences **85**: 5284-5290.

PRATT S.C. (1998): Condition-dependent timing of comb construction by honeybee colonies: how do workers know when to start building? — Animal Behaviour **56**: 603-610.

PRATT S.C., MALLON E.B., SUMPTER D.J.T. &·N.R. FRANKS (2002): Quorum sensing, recruitment, and collective decision-making during colony emigration by the ant *Leptothorax albipennis*. — Behavioral Ecology and Sociobiology **52**: 117-127.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

RAIGNIER A. & J.K.A. VAN BOVEN (1955): Étude taxonomomique, biologique et biométrique des *Dorylus* du sous-genre *Anomma* (Hymenoptera Formicidae). — Ann. Mus. R. Congo Belge Nouv. Sér. Quarto Sci. Zool. **2**: 1-395.

REYNOLDS C. (1987): Flocks, herds, and schools: A distributed behavioral model. — Computer Graphics **21**(4): 25-34.

ROCES F. & B. HÖLLDOBLER (1994): Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behavior in the ant *Atta cephalotes*. — Oecologia **97**: 1-8.

ROSCHARD J. & F. ROCES (2003): Fragment-size determination and size-matching in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri* depend on the distance from the nest — Journal of Tropical Ecology **19**: 647-653.

ŞAHIN E. (2005): Swarm robotics: From sources of inspiration to domains of application. — In: AHIN E. & W.M. SPEARS (Eds.): Swarm Robotics. SAB 2004 International Workshop. Santa Monica, CA, USA, July 17, 2004. Lecture Notes in Computer Science **3342**. Springer Verlag: 10-20.

SCHMICKL T. & K. CRAILSHEIM (2004a): Costs of environmental fluctuations and benefits of dynamic decentralized foraging decisions in honey bees. — Adaptive Behavior **12(**3-4): 263-277.

SCHMICKL T. & K. CRAILSHEIM (2004b): Inner nest homeostasis in a changing environment with special emphasis on honey bee brood nursing and pollen supply. — Apidologie **35**: 249-263.

SEELEY T.D. (1994): Honey bee foragers as sensory units of their colonies. — Behavioral Ecology and Sociobiology **34**: 51-62.

SEELEY T.D., CAMAZINE S. & J. SNEYD (1991): Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources. — Behavioral Ecology and Sociobiology **28**: 277-290.

SEELEY T.D. & P.K. VISSCHER (2004): Group decision making in nest-site selection by honey bees — Apidologie **35**: 101-116.

SEYFRIED J., SZYMANSKI M., BENDER N., ESTANA R., THIEL M. & H. WÖRN (2005): The I-SWARM project: intelligent small world autonomous robots for micromanipulation. — In: ŞAHIN E. & W.M. SPEARS (Eds.): Swarm Robotics. SAB 2004 International Workshop. Santa Monica, CA, USA, July 17, 2004. Lecture Notes in Computer Science **3342**. Springer Verlag: 70-83.

SIEGERT F. & C.J. WEIJER (1992): Three-dimensional scroll waves organize *Dictyostelium* slugs. — PNAS **89**(14): 6433-6437.

SKALICKI N., HERAN H. & K. CRAILSHEIM (1988): Water budget of the honeybee during rest and flight. — BIONA-Report **6**: 103-118.

STABENTHEINER A., PRESSL H., PAPST T., HRASSNIGG N. & K. CRAILSHEIM (2003): Endothermic heat production in honeybee winter clusters — The Journal of Experimental Biology **206**: 353-358.

STABENTHEINER A. (2005): Individuelle und soziale Thermoregulation der Honigbiene. — Entomologica Austriaca **12**: 13-22.

SUMPTER D.J.T. & S.C. PRATT (2003): A modelling framework for understanding social insect foraging. — Behavioral Ecology and Sociobiology **53**: 131-144.

THENIUS R., SCHMICKL T. & K. CRAILSHEIM (2008): Optimisation of a honeybee-colony's energetics via social learning based on queuing delays. — Connection Science **20**(2-3): 193-210.

THERAULAZ G., BONABEAU E., NICOLIS S.C., SOLÉ R.V., FOURCASSIÉ V., BLANCO S., FOURNIER R., JOLY J.-L., FERNANDEZ P., GRIMAL A., DALLE P. & J.-L. DENEUBOURG (2002): Spatial patterns in ant colonies. — PNAS **99**(15): 9646-9649.

TRIANNI V., TUCI E. & M. DORIGO (2004): Evolving Functional Self-Assembling in a Swarm of Autonomous Robots. — In: SCHAAL S., IJSPEERT A.J., BILLARD A., VIJAYAKUMAR S., HALLAM J. & J.-A. MEYER (Eds.): From Animals to Animats VIII. Proceedings of the 8th International Conference on Simulation of Adaptive Behavior, MIT Press, Cambridge, MA: 405-414.

VARJU D. & J. NUNEZ (1991): What do foraging honeybees optimize? — Journal of Comparative Physiology A **169**: 729-736.

WEST-EBERHARD M.J. (1969): The social biology of Polistine wasps. — Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan **140**: 1-101.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Thomas SCHMICKL
Artificial Life Labor des Instituts für Zoologie
Karl-Franzens-Universität Graz
Universitätsplatz 2
A-8010 Graz
Austria
E-Mail: thomas.schmickl@uni-graz.at

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at